

绣球属 (*Hydrangea* L.) 及近缘属花粉形态的研究

张梅^{1,2,3}, 夏常英⁴, 傅连中¹, 刘正博¹, 于胜祥^{1*}

(1 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093; 2 中国科学院大学, 北京 100049; 3 贵州省植物园, 贵阳 550004; 4 西南大学生命科学学院三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715)

摘要: 为了深入研究绣球属 (*Hydrangea* L.) 植物花粉形态的分类学价值和系统学意义, 并厘清绣球属与近缘属之间的系统发育关系, 利用扫描电子显微镜 (SEM, scanning electron microscope) 对国产绣球属及其近缘属 41 种绣球花科 (Hydrangeaceae) 植物的花粉形态以及表面纹饰进行了观察。结果表明, 绣球属及其近缘属的花粉为三孔沟; 其形状多数为长圆体形或近球体形; 赤道面观为椭圆形或圆形; 极面观多为圆形, 少数为三角形或圆三角形。花粉外壁纹饰可分为网状纹饰和孔穴状纹饰。网眼内的三级纹饰可分为光滑和具颗粒状突起。根据花粉形状和外壁纹饰类型将上述物种划分为 4 个组, 分别是花粉的形状为长圆体形, 表面纹饰为孔穴纹饰; 花粉的形状为长圆体形, 表面纹饰为网状纹饰; 花粉的形状为近球体形, 表面纹饰为孔穴纹饰; 花粉的形状为近球体形, 表面纹饰为网状纹饰; 并进一步细分为 8 个类型。研究显示, 花粉形态证据可为绣球属及其近缘属的属下分类和种间界定提供重要佐证; 但结合前人的系统发育重建分析该属植物花粉形态的系统学意义相对有限, 如花粉形态证据对于该属及其近缘种属系统发育树上大支的界定难以提供有力的证据。

关键词: 绣球花科, 绣球属, 花粉, 分类学, 孢粉学

中图分类号: Q949.9

文献标识码: A

文章编号: 201806032

Studies of pollen morphology of the *Hydrangea* (Hydrangeaceae) and its related genera

ZHANG Mei^{1,2,3}, XIA Changying⁴, FU Lianzhong¹,
LIU Zhengbo¹, YU Shengxiang^{1*}

基金项目: 国家自然科学基金 (31170177); 中国科学院战略生物资源服务网络计划生物标本馆经典分类学青年人才项目 (ZSBR-004) [Supported by Natural Science Foundation of China (31170177); the Special Funds for the Young Scholars of Taxonomy of the Chinese Academy of Sciences (ZSBR-004)].

作者简介: 张梅 (1989-), 女, 贵州黄平人, 硕士, 从事植物分类学研究, (E-mail) zhangmei909@126.com

***通信作者:** 于胜祥, 博士, 主要从事植物分类、区系地理及外来入侵物种等研究, (E-mail) yushengxiang@ibcas.ac.cn

(1. *Institute of Botany, The Chinese Academy of Science, State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany*, Beijing 100093, China; 2. *University of Chinese Academy of Science*, Beijing 100049, China; 3. *Guizhou Botanical Garden*, Guiyang 550004, China; 4. *School of Life Sciences, Southwest University, Key Laboratory of the Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment, Ministry of Education*, Chongqing 400715, China;)

Abstract: *Hydrangea* L. was founded by Linnaeus in 1753 based on a species of American. It is a large genus in Hydrangeaceae containing about 73 species, most of which distributed in eastern to south-eastern Asia, south-eastern North America to Central America and western South America. There are more than 40 species in China, mainly distributed in the south-west and south-east. In order to study taxonomic value and systematic significance of *Hydrangea* L. as well as clarify phylogenetic relationships among the genus and its related ones, pollen samplings of 41 species of *Hydrangea* and its related species from China and surrounding areas were observed under scanning electron microscope (SEM). The results indicate that the pollens of all these species are tricolporate; the pollen morphology are most subprolate and a few Subspheroida; ellipse or circular in equatorial view; circular or sometimes triangular in polar view. The ornamentations on the exine can be reticulate ornamentations or perforate ornamentations. The ornamentation in the mesh can be smooth or granular bulged. The above-mentioned species can be divided into 4 groups according to the pollen morphology and ornamentations on the exine, the characters of each group are respectively pollen morphology subprolate, ornamentation on the exine reticulate; pollen morphology subprolate, ornamentation on the exine perforate; pollen morphology Subspheroida, ornamentation on the exine reticulate; pollen morphology Subspheroida, ornamentation on the exine perforate. Further, according to the ratio of polar axis to equatorial axis, these species can be divided into 8 types. The study shows that the pollen characters can provide valuable evidence for infrageneric taxonomic treatments and species circumscription. However, this evidence shows limited value in diagnosing some major clades of phylogenetic trees reconstructed in previous studies. Further studies including broader sampling and new evidence of *Hydrangea* pollen are needed to explore its taxonomic and systematic value.

Key words: Hydrangeaceae, *Hydrangea*, pollen, taxonomy, palynology

绣球属 (*Hydrangea* L.) 是 1753 年林奈基于美国的一个种 (*H. arborescens*) 建立的, 是绣球花科 (Hydrangeaceae) 中的一个属, 约 73 种, 主要分布于亚洲东部至东南部, 北美洲东南部至中美洲和南美洲西部 (卫兆芬等, 1995; Soltis et al, 1995)。我国有 40 余种

(卫兆芬等, 1995; Soltis et al, 1995), 集中分布于我国的西南部和东南部。在传统的分类学研究中, 该属植物由于其不育花具有非盾状着生的花瓣状萼片、可育花花瓣镊合状排列而被认为是一个相对自然的类群。然而, 由于绣球属植物的可育花非常小, 且花瓣的变异样式相对简单; 更兼雄蕊形态相对一致, 并多为不定数, 从而导致绣球属植物的花部形态证据很难应用到传统分类处理中, 这给该属植物的分类学研究带来了很大的困难。

此外, 由于绣球属植物以往的分类学研究主要依据标本馆的腊叶标本, 对于传统分类处理中广泛使用的形态证据, 很难在居群和物种的水平上研究其变异幅度和变异规律, 有些种类的划分或界定可能仅仅是基于某些形态性状的极端变异类型, 从而使得该属植物在《中国植物志》(卫兆芬等, 1995)中记载为 46 种和 10 变种, 但仅在 10 余年之后的《Flora of China》(卫兆芬等, 2013)中, 便处理为 33 种。近年来分子系统学的研究表明, 绣球属并非一个单系类群, 赤壁木属 (*Decumaria*)、冠盖藤属 (*Pileostegia*)、钻地风属 (*Schizophragma*)、常山属 (*Dichroa*)、蛛网萼属 (*Platycrater*) 在分子系统发育树上均嵌入绣球属中 (葛丽萍, 2003; Samain et al, 2010; Jacobs, 2010; Hufford et al, 2001; Hufford, 1997; Soltis et al, 1995, 1997, 2000)。因此绣球属及其近缘属之间的分类学与系统学仍有不少问题值得深入探讨。

鉴于目前绣球属植物在分类学上所面临的困境, 深入研究传统的宏观形态性状固然重要, 但发掘新的、有价值的分类学证据更有助于突破这一分类难题。花粉作为植物的雄性生殖细胞, 与其他组织器官相比, 花粉的性状相对稳定, 受环境条件的影响较小, 不失为物种划分的重要依据 (王伏雄等, 1954; 李广清等, 2005)。然而, 有关绣球亚科的花粉形态仅有零星的报道 (陈焕镛, 1954; 郝刚等, 1996; Maximowicz, 1867; McClintock, 1957; Engler, 1930)。郝刚等 (1996) 在对绣球亚科花粉的研究中指出, 绣球亚科物种花粉的形态性状、花粉外壁表面纹饰及次级纹饰对物种划分有很大的参考价值, 并且提出对花粉外壁层次结构及萌发孔进行研究, 有助于进一步理解本亚科花粉性状的演化及属内分组提供有意义的资料。近年来其他科属的花粉研究也表明, 花粉证据对于物种的划分、亚属的界定甚是系统发育重建均具有重要的价值 (曹丽敏等, 2016; 郭慧等, 2016; 曾心美等, 2017; 王晨宇等, 2017; 于换喜等, 2018)。

本研究主要通过研究绣球属及其近缘属的花粉形态, 探究花粉的形态性状是否有其分类学和系统学意义, 并尽可能地将其实、科学地应用到将来该属植物及其近缘种属的分类处理、物种界定以及系统发育重建分析中。

1 材料和方法

为了最大限度地体现绣球属植物花粉形态性状的变异幅度与规律, 更好地反映该属植物与近缘种属植物在花粉形态证据方面的联系, 本电镜扫描实验在取样中参考绣球及其近缘属

植物最新的分子系统学研究，涉及绣球属、赤壁木属、冠盖藤属、钻地风属、常山属和蛛网蕨属，共计 6 个属 41 个物种。所有实验中所涉及的凭证标本均存于中国科学院植物研究所标本馆（PE），具体信息见表 1。

实验中挑选饱满、发育成熟的花粉，用双面胶粘在样品台上，选用解剖针先在双面胶上粘几下保证解剖针具有一定的粘黏性，再将花粉吸附在解剖针上移往粘有双面胶的样品台上粘好，经 IB-5 离子溅射仪真空喷金镀膜 2~3min。在 HITACHI S-4800 型扫描电镜（SEM）下观察、拍照。花粉大小为拍照后每个种选取 10 粒成熟的花粉图片用卡尺测量，以长×宽表示其尺寸。花粉形态特征的描述术语参照王伏雄等（1954）、Erdtman（1978）、王萍莉（1997）、李天庆等（2010）、王开发等（2017）。

2 结果与分析

2.1 绣球属花粉的形态特征

本属花粉形态性状有以下特点：均有三孔沟；形状多为长圆体形或近球体形（长轴/短轴>1.5 为长圆体形，长轴/短轴=≤1.5 为近球体形）；赤道面观椭圆形（宽椭圆形、窄椭圆形或矩椭圆形）或圆形；极面观多为圆形，少数三角形或圆三角形。扫描电镜下可观察到绣球属植物的花粉外壁纹饰主要为两种，分别为孔穴状纹饰和网状纹饰，网状纹饰又可分为网眼内平滑或具颗粒物两种。花粉的长宽范围为（10.72~20.57）15.65×10.51（8.07~12.94） μm，赤道轴极轴长度比范围为 0.92~2.14，其中以细枝绣球（*H. gracilis*）的花粉最大为（20.09~20.57）20.33×11.19（11.02~11.36） μm，紫彩绣球（*H. sargentiana*）的花粉最小为（10.72~10.95）10.84×10.25（10.13~10.36） μm。具体数据见表 1，电镜扫描结果见图版 1~8。

2.2 绣球属花粉形态特征对类群的划分检索表

- 1 花粉长球体，表面孔穴状纹饰或网状纹饰
 - 2 表面为孔穴状纹饰或具疣状突起或平滑，极轴长在 15.75~18.80 μm 之间，赤道轴长在 8.80~10.50 μm 之间Group 1
 - 4 表面孔穴状纹饰且具疣状突起，极轴与赤道轴比为：1.85~2.14Type 1a
 - 4 表面孔穴状纹饰且平滑，极轴与赤道轴比为：1.62~2.00Type 1b
 - 2 表面为网状纹饰，极轴长在 12.92~20.33 μm 之间，赤道轴长在 8.30~12.02 μm 之间Group 2
 - 5 网眼内光滑，网脊平滑，极轴与赤道轴比为：1.69~2.04Type 2a
 - 5 网眼内具颗粒物，网脊平滑，极轴与赤道轴比为：1.33~2.04Type 2b
- 1 花粉近球体，表面孔穴状纹饰或网状纹饰
 - 3 表面孔穴状纹饰，极轴长在 9.97~13.41 μm 之间，赤道轴长在 9.78~11.67 μm 之间Group 3

- 6 孔明显, 极轴与赤道轴比为: 1.00~1.37Type 3a
 6 孔不明显, 极轴与赤道轴比为: 1.00~1.07Type 3b
 3 表面网状纹饰, 极轴长在 10.74~15.43 μm 之间, 赤道轴长在 15.43~19.42 μm 之间
Group 4
 7 网眼内光滑, 网脊平滑, 极轴与赤道轴比为: 0.92~1.28Type 4a
 7 网眼内具颗粒物, 网脊平滑, 极轴与赤道轴比为: 0.94~1.03Type 4b

3 讨论

3.1 绣球属物种花粉形态的分类学意义

绣球属植物的花粉形态变异复杂, 与本研究中所涉及的 5 个其近缘种属的花粉相比并没有表现出明显的特异性, 而且绣球属植物花粉形态的变异幅度覆盖了其近缘种属花粉形态的变异范围。因此绣球属及其近缘属花粉形态特征的分类学价值主要表现在种间界定上。如绣球属及其近缘种属的花粉形状、赤道面观的形状、花粉的表面纹饰以及花粉的大小在种内的变异相对稳定, 而种间差别明显, 因此以上几方面的性状对于正确界定与区别宏观形态性状上的近缘种是很好的佐证。如冠盖绣球 (*H. anomala*; 图版 3: m-o) 和藤绣球 (*H. periolari*; 图版 8: m-o) 为形态学上的近缘种, 但前者花粉的赤道面观为长圆形, 后者为近球形。再如伞形绣球 (*H. umbellate*; 图版 5: j-l) 和窄瓣绣球 (*H. angustisepala*; 图版 2: d-f), 在《中国植物志》(卫兆芬等, 1995) 中均并入中国绣球 (*H. chinensis*; 图版 8: j-l), 但前两者的花粉为长椭圆体形, 长短轴比约为 1.60 和 2.04; 中国绣球花粉为近球形, 长短轴比约为 1.00。因此, 花粉形态证据为澄清物种间的界定, 可提供有力的佐证。

3.2 绣球属物种花粉形态的系统学意义

结合分子系统学的最新研究进展(葛丽萍, 2003; Samain et al, 2010; Jacobs, 2010; Hufford et al, 2001; Hufford, 1997; Soltis et al, 1995, 1997, 2000), 综合考虑绣球属及其近缘种属之间的花形态证据在其系统发育重建中系统学价值, 不难发现绣球属及其近缘种属的花粉形态证据在系统发育树上并未表现出一定的规律, 故很难基于此对系统发育树的某些大支进行界定。因此, 花粉形态证据支持分子系统学研究中绣球属并非为一单系类群的结论。本研究表
 明, 绣球属中的某物种与其近缘种属的花粉形态表现出较高的相似性, 如赤壁木 (*Decumaria sinensis*; 图版 2: a-c) 与福建绣球 (*H. chungii*; 图版 1: g-i) 的花粉同为长圆体形, 孔穴状纹饰, 表面平滑; 星毛冠盖藤 (*Pileostegia tomentalla*; 图版 6: g-i) 与挂苦绣球 (*H. xanthoneura*; 图版 6: a-c) 的花粉同为长圆体形, 网状纹饰, 网眼内具颗粒物; 常山 (*Dichroa febrifuga*; 图版 7: d-f)、蛛网萼 (*Platycrater arguta*; 图版 7: g-i) 和乔木绣球 (*H. arborescens*; 图版 6: m-o) 的花粉同为近球形, 孔穴状纹饰, 孔穴明显; 钻地风 (*Schizophragma integrifolium*; 图版 8: g-i) 和中国绣球 (*H. chinensis*; 图版 8: j-l) 同为近球形, 网状纹饰, 网眼内具颗粒

物。

致谢：感谢中国科学院植物研究所标本馆班勤老师、马欣堂老师、杜玉芬老师在标本研究中给予的帮助；电镜室徐秀苹老师在花粉形态实验中给予的指导和帮助；感谢李瑾在文章修改过程中的帮助。

参考文献：

- CAO LM, XIA NH, CAO M, et al, 2016. Pollen morphology and its systematic significance in sapindaceae from China[J]. Plant Sci J, 34 (6): 821–833. [曹丽敏, 夏念和, 曹明等, 2016. 中国无患子科的花粉形态及其系统学意义[J]. 植物科学学报, 34 (6): 821–833.]
- CHEN HY, 1954. Research on the information of Hydrangeoideae[J]. Acta Phytotax Sin, 3 (2): 108–161. [陈焕镛, 1954. 绣球亚科资料的研究[J]. 植物分类学报, 3 (2): 108–161.]
- CHEN YL, AKIYAMA S, OHBA H, 2013. Balsaminaceae through Saxifragaceae. In: WU ZY, RAVEN PH. (Eds.), Flora of China[M]. Science Press and Missouri Botanical Garden Press, Beijing and St. Louis, 8: 411–422.
- ENGLER A, 1930. *Hydrangea* in Engler and Prantl[M]. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2 (18a): 201–207.
- ERDTMAN G, 1978. Palynological handbook[M]. Translated by Paleontology Research Laboratory, Chinese Academy of Sciences. Beijing: Science Press, 238. [ERDTMAN G, 1978. 孢粉学手册[M]. 中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组译. 北京: 科学出版社: 238.]
- GE LP, 2003. Systematics of the tribe Hydrangeae DC. (Hydrangeaceae)[D]. Beijing: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. [葛丽萍, 2003. 绣球族的系统学研究[D]. 北京: 中国科学院植物研究所.]
- GUO H, YAN RY, ZHANG M, et al, 2016. Taxonomic significance of the pollen morphology of *sect. Racemosae (Impatiens)*[J]. Guihaia, 36 (1): 83–95. [郭慧, 闫瑞亚, 张梅等, 2016. 凤仙花属总状花序组的花粉形态及其分类学意义[J]. 广西植物, 36 (1): 83–95.]
- HAO G, HU QM, 1996a. A study of pollen morphology of Hydrangeoideae (Hydrangeaceae)[J]. J Trop Subtrop Bot, 4 (3): 26–31. [郝刚, 胡启明, 1996a. 绣球亚科花粉形态的研究[J]. 热带亚热带植物学报, 4 (3): 26–31.]
- HUFFORD L, MOODY ML, SOLTIS DE, 2001. A phylogenetic analysis of Hydrangeaceae based on sequences of the plastid gene *matK* and their combination with *rbcL* and morphological data [J]. Int J Plant Sci, 162 (4): 835–846.

- HUFFORD L, 1997. A phylogenetic analysis of Hydrangeaceae based on morphological data[J].
Int J Plant Sci, 158 (5): 652–672.
- JACOBS SJ, 2010. Flag flower morphology and phylogeny of Hydrangeaceae tribe Hydrangeae
[D]. Washington: Washington State University School of Biological Sciences.
- LI GQ, SUN L, LIU Y, 2005. Pollen features of 6 species in sect. *Theopsis* of genus *Camellia* [J].
J Trop Subtrop Bot, 1: 40–44. [李广清, 孙立, 刘燕, 2005. 山茶属连蕊茶组 6 种植物花粉
形态特征研究[J]. 热带亚热带植物学报, 1: 40–44.]
- LI TQ, CAO HJ, KANG MS, et al, 2010. Pollen flora of China woody plant by SEM[M]. Beijing:
Science Press. [李天庆, 曹慧娟, 康木生等, 2010. 中国木本植物花粉电镜扫描图志[M].
北京: 科学出版社.]
- MAXIMOWICZ CJ, 1867. Revision Hydrangeearum asiae orientalis[J]. *Memoires de l'Academie
Imperiale des Sci de St.-Petersbourg*, 10 (16): 6–18.
- MCCLINTOCK E, 1957. A monograph of the genus *Hydrangea*[J]. Proc Calif Acad Sci, 29:
147–256.
- SAMAIN MS, WANKE S, GOETGHEBEUR P, 2010. Unraveling extensive paraphyly in the
genus *Hydrangea* s. l. with implications for the systematics of tribe Hydrangeaceae[J]. Syst
Bot, 35(3): 593–600.
- SOLTIS DE, SOLTIS PS, CHASE MW, et al, 2000. Angiosperm phylogeny inferred from a
combined data set of 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences[J]. Bot J Linn Soc, 133:
381–461.
- SOLTIS DE, SOLTIS PS, 1997. Phylogenetic relationships in Saxifragaceae sensu lato: a
comparison of topologies based on 18S rDNA and *rbcL* sequences[J]. Am J Bot, 84:
504–522.
- SOLTIS DE, XIANG QY, HUFFORD L, 1995. Relationships and evolution of Hydrangeaceae
based on *rbcL* sequence data[J]. Am J Bot, 82 (4): 504–514.
- WANG CY, LIU XL, 2017. Pollen morphology of 13 subgenus *Yulania* species[J]. J Northeast
Forestry Univ, 45 (11): 54–59. [王晨宇, 刘秀丽, 2017. 13 种玉兰亚属植物的花粉形态扫
描电镜观察[J]. 东北林业大学学报, 45 (11): 54–59.]
- WANG FX, YU CH, 1954. Research on morphology of pollens 1. Terminology and research
methods[J]. Acta Bot Sin, 3 (1): 81–104. [王伏雄, 喻诚鸿, 1954. 花粉形态的研究 1. 术语
及研究方法[J]. 植物学报, 3 (1): 81–104.]
- WANG KF, WANG XZ, 1983. Introduction to palynology[M]. Beijing: Peking University Press:
21–32. [王开发, 王宪曾, 1983. 孢粉学概论[M]. 北京: 北京大学出版社: 21–32.]

- WANG PL, 1997. China practical pollen[M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press: 5–150. [王萍莉, 1997. 中国实用花粉[M]. 成都: 四川科学技术出版社: 5–150.]
- WEI ZF, HUANG SM, 1995. Hydrangeoideae. FRPS[M]. Beijing: Science Press, 35 (1): 201–258. [卫兆芬, 黄淑美, 1995. 绣球花亚科 Hydrangeoideae. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 35 (1): 201–258.]
- WEI ZF, 1994. A revision of the genus *Hydrangea* in China[J]. Guihaia, 14 (2): 101–121. [卫兆芬, 1994. 中国绣球属植物的修订[J]. 广西植物, 14 (2): 101–121.]
- YU HX, GUO XL, ZHOU SD, et al, 2018. Pollen and seed micro-morphology comparison and taxonomic significance of the Chinese *Allium* Sect. *Daghestanica* [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38 (1): 0061–0067. [于换喜, 郭先林, 周颂东, 等, 2018. 中国葱属 *Daghestanica* 组植物的花粉和种子微形态学研究及其分类学意义[J]. 西北植物学报, 38 (1): 61–67.]
- ZENG XM, TONG F, LIU YM, et al, 2017. Pollen and seed micro-morphology characteristics and taxonomic significance of genus *Ypsilandra*[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 37 (4): 695–704. [曾心美, 童芬, 刘艳梅, 等, 2017. 丫蕊花属植物花粉和种子微形态特征比较及其分类学意义[J]. 西北植物学报, 37 (4): 695–704.]

表 1 研究材料与花粉形态特征

Table 1 Source of material and characters of pollen

类群 Taxa	凭证标本 Voucher	采集地 Locality	萌发孔 Aperture	大小/ $(\mu\text{ m}\times\mu\text{ m})$ Size / $(\mu\text{ m}\times\mu\text{ m})$	长轴/短轴 Length / Width	形状 Shape	外壁纹饰 Ornamentation of exine	分组 Group and Type	图版 Plate
长叶绣球 <i>Hydrangea involucrata</i> Sieb.	Miyoshi Furuse 57137(PE)	日本 Japan	三孔沟 Tricolporate	(18.00~19.30) 18.65 \times 8.65 (8.30~9.00)	2.14	长圆体 Subprolate	孔穴状纹饰 Perforate	G1 T1a	1: a-c
泽绣球 <i>H. serrata</i> Ser.	T. Miyazaki 0807213(PE)	日本 Japan	三孔沟 Tricolporate	(16.51~16.71) 16.61 \times 8.58 (8.09~9.07)	1.85	长圆体 Subprolate	孔穴状纹饰 Perforate	G1 T1a	1: d-f
福建绣球 <i>H. chungii</i> Rehd.	采集人不详 10684(PE) Anonymous 10684(PE)	四川 Sichuan	三孔沟 Tricolporate	(15.52~15.89) 15.71 \times 9.55 (9.21~9.89)	1.62	长圆体 Subprolate	孔穴状纹饰 Perforate	G1 T1b	1: g-i
粤西绣球 <i>H. kwangsiensis</i> Hu	绿春队 1624(PE) Lüchun Exped. 1624(PE)	云南 Yunnan	三孔沟 Tricolporate	(17.78~18.34) 18.06 \times 10.48 (10.25~10.70)	1.71	长圆体 Subprolate	孔穴状纹饰 Perforate	G1 T1b	1: j-l
圆锥绣球 <i>H. paniculata</i> Sieb.	谢中税, 郑鹿郭 97084(PE) Z. S. Xie, L. G. Zheng 97084(PE)	安徽 Anhui	三孔沟 Tricolporate	(17.87~18.34) 18.11 \times 9.05 (8.86~9.23)	2.00	长圆体 Subprolate	孔穴状纹饰 Perforate	G1 T1b	1: m-o
赤壁木 <i>Decumaria sinensis</i> Oliv.	E. H. Wilson 473(PE)	中国西部 West of China	三孔沟 Tricolporate	(15.79~15.98) 15.89 \times 7.03 (6.93~7.13)	2.25	长圆体 Subprolate	孔穴状纹饰 Perforate	G1 T1b	2: a-c
窄瓣绣球 <i>H. angustisepala</i> Haya.	Y. C. Hsu et al 13589(PE)	台湾 Taiwan	三孔沟 Tricolporate	(18.16~18.56) 18.36 \times 8.95 (8.78~9.12)	2.04	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2a	2: d-f
西南绣球 <i>H. davidii</i> Franch.	安明太 5070(PE) M. T. An 5070(PE)	贵州 Guizhou	三孔沟 Tricolporate	(18.93~19.26) 19.10 \times 10.24 (10.02~10.46)	1.89	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2a	2: g-i
细枝绣球 <i>H. gracilis</i> W. T. Wang et Nie	236 任务组 646(PE) 236 Task Group 646(PE)	江西 Jiangxi	三孔沟 Tricolporate	(20.09~20.57) 20.33 \times 11.19 (11.02~11.36)	1.83	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2a	2: j-l
白皮粤西绣球 <i>H. kwangsiensis</i> var. <i>hedyotideae</i> Chun	萧百申 3600(PE) B. S. Xiao 3600(PE)	湖南 Hunan	三孔沟 Tricolporate	(18.26~18.66) 18.46 \times 9.53 (9.25~9.81)	1.92	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2a	2: m-o
粗毛绣球 <i>H. hirta</i> Sieb.	Miyoshi Furuse 50176(PE)	日本 Japan	三孔沟 Tricolporate	(17.07~17.57) 17.32 \times 9.72 (9.46~9.98)	1.77	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2a	3: a-c
狭叶绣球 <i>H. lingii</i> Hoo	钟补勤 646(PE) B. Q. Zhong 646(PE)	福建 Fujian	三孔沟 Tricolporate	(16.89~17.35) 17.12 \times 9.53 (9.27~9.78)	1.78	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2a	3: d-f
临桂绣球 <i>H. linkweiensis</i> Chun	广西队 86(PE) Guangxi Exped. 86(PE)	广西 Guangxi	三孔沟 Tricolporate	(15.55~15.85) 15.70 \times 8.44 (8.13~8.75)	1.88	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2a	3: g-i

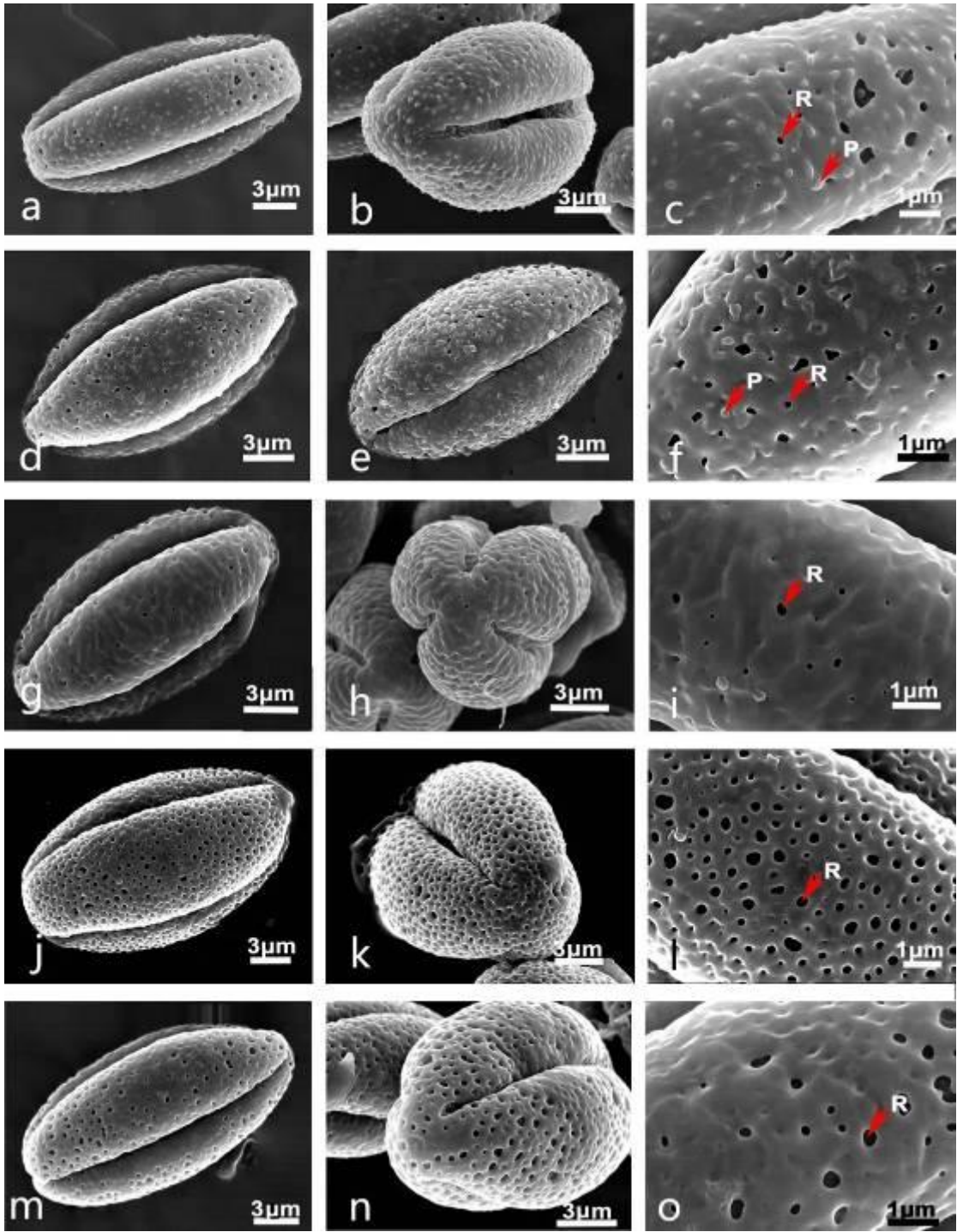
类群 Taxa	凭证标本 Voucher	采集地 Locality	萌发孔 Aperture	大小/($\mu\text{ m} \times \mu\text{ m}$) Size / ($\mu\text{ m} \times \mu\text{ m}$)	长轴/短轴 Length / Width	形状 Shape	外壁纹饰 Ornamentatio n of exine	分组 Group and Type	图版 Plate
柔毛绣球 <i>H. villosa</i> Rehd.	陈明洪等 981479(PE) M. H. Chen et al 981479(PE)	四川 Sichuan	三孔沟 Tricolporate	(16.14~16.57) 16.36 \times 9.67 (9.46~9.87)	1.69	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2a	3: j-l
冠盖绣球 <i>H. anomala</i> D. Don	金佛山考察队 0418(PE) Jinfoshan Exped. 0418(PE)	重庆 Chongqing	三孔沟 Tricolporate	(17.58~17.72) 17.65 \times 12.80 (12.66~12.94)	1.38	近球体 Subspheroida	网状纹饰 Reticulate	G4 T4b	3: m-o
马桑绣球 <i>H. aspera</i> D. Don	George Forrest 30030(PE)	中国 China	三孔沟 Tricolporate	(17.02~17.53) 17.28 \times 8.41 (8.17~8.64)	2.04	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	4: a-c
东陵绣球 <i>H. bretschnideri</i> Dipp.	采集人不详 1518 (PE) Anonymous 1518(PE)	河北 Hebei	三孔沟 Tricolporate	(16.24~16.61) 16.43 \times 10.40 (10.23~10.56)	1.58	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	4: d-f
酥醪绣球 <i>H. coenobialis</i> Chun	龙栖山考察队 122(PE) Longqishan Exped. 122(PE)	福建 Fujian	三孔沟 Tricolporate	(16.03~16.47) 16.25 \times 16.39 (9.21~9.56)	1.72	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	4: g-i
白背绣球 <i>H. hypoglauca</i> Rehd.	郎楷永等 150(PE) K. Y. Lang et al 150(PE)	四川 Sichuan	三孔沟 Tricolporate	(16.67~16.92) 16.80 \times 9.37 (9.15~9.59)	1.79	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	4: j-l
粗枝绣球 <i>H. robusta</i> Hook. f. et Thomson	采集人不详 10684(PE) Anonymous 10684(PE)	四川 Sichuan	三孔沟 Tricolporate	(15.52~15.89) 15.71 \times 9.55 (9.21~9.89)	1.62	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	4: m-o
圆叶绣球 <i>H. rotundifolia</i> Wei	青藏队 73-665(PE) Qingzang Exped. 73-665(PE)	西藏 Xizang	三孔沟 Tricolporate	(16.09~16.32) 16.21 \times 9.33 (9.15~9.51)	1.72	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	5: a-c
攀援绣球 <i>H. scandens</i> Maxim.	Miyoshi Furuse 42025(PE)	日本 Japan	三孔沟 Tricolporate	(16.61~17.08) 16.85 \times 8.74 (8.51~8.97)	1.92	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	5: d-f
独龙绣球 <i>H. taronensis</i> Hand. -Mazz.	王启无 63362(PE) Q. W. Wang 63362(PE)	云南 Yunnan	三孔沟 Tricolporate	(18.27~18.62) 18.45 \times 10.19 (10.01~10.37)	1.79	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	5: g-i
伞形绣球 <i>H. umbellate</i> Rehd.	刘淼等 A80007(PE) M. Liu et al A80007(PE)	安徽 Anhui	三孔沟 Tricolporate	(17.48~17.84) 17.66 \times 11.02 (10.87~11.22)	1.60	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	5: j-l
紫叶绣球 <i>H. vinicolor</i> Chun	杨光辉 55530(PE) G. H. Yang 55530(PE)	四川 Sichuan	三孔沟 Tricolporate	(15.63~15.97) 15.80 \times 9.51 (9.25~9.77)	1.67	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	5: m-o
挂苦绣球 <i>H. xanthoneura</i> Diels	采集人不详 2642(PE) Anonymous 2642(PE)	湖北 Hubei	三孔沟 Tricolporate	(17.02~17.46) 17.24 \times 11.08 (10.91~11.24)	1.54	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	6: a-c
滇绣球 <i>H. yunnanensis</i> Rehd.	崔友文 4131(PE) Y. W. Cui 4131(PE)	四川 Sichuan	三孔沟 Tricolporate	(17.36~17.73) 17.55 \times 9.80 (9.61~9.98)	1.78	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	6: d-f

类群 Taxa	凭证标本 Voucher	采集地 Locality	萌发孔 Aperture	大小/($\mu\text{ m} \times \mu\text{ m}$) Size / ($\mu\text{ m} \times \mu\text{ m}$)	长轴/短轴 Length / Width	形状 Shape	外壁纹饰 Ornamentatio n of exine	分组 Group and Type	图版 Plate
星毛冠盖藤 <i>Pileostegia tomentella</i> Hand. -Mazz.	江西队 0700(PE) Jiangxi Exped. 0700(PE)	江西 Jiangxi	三孔沟 Tricolporate	(12.75~13.08) 12.92 \times 8.30 (8.13~8.46)	1.55	长圆体 Subprolate	网状纹饰 Reticulate	G2 T2b	6: g-i
四川挂苦绣球 <i>H. xanthoneura</i> var. <i>sikangensis</i> Chun	蒋兴麟 36376(PE) X. L. Jiang 36376(PE)	四川 Sichuan	三孔沟 Tricolporate	(15.51~15.82) 15.67 \times 11.81 (11.65~11.97)	1.33	近球体 Subspheroida	网状纹饰 Reticulate	G4 T4b	--
紫彩绣球 <i>H. sargentiana</i> Rehd.	赵常明等 EX2488(PE) C. M. Zhao EX2488(PE)	湖北 Hubei	三孔沟 Tricolporate	(10.72~10.93) 10.83 \times 10.25 (10.13~1.36)	1.06	近球体 Subspheroida	孔穴状纹饰 Perforate	G3 T3b	6: j-l
乔木绣球 <i>H. arborescens</i> L.	F. H. Utech et al 82-277(PE)	美国 USA	三孔沟 Tricolporate	(13.22~13.58) 13.40 \times 9.75 (9.53~9.96)	1.37	近球体 Subspheroida	孔穴状纹饰 Perforate	G3 T3a	6: m-o
黄脉绣球 <i>H. luteovenosa</i> Koidz.	T. Miyazaki 9805159(PE)	日本 Japan	三孔沟 Tricolporate	(11.52~11.75) 11.64 \times 11.65 (11.53~11.76)	1.00	近球体 Subspheroida	孔穴状纹饰 Perforate	G3 T3a	7: a-c
常山 <i>Dichroa febrifuga</i> Lour.	杨祥学等 651064(PE) X. X. Yang et al 651064(PE)	江西 Jiangxi	三孔沟 Tricolporate	(12.15~12.58) 12.37 \times 12.74 (12.63~12.85)	0.97	近球体 Subspheroida	孔穴状纹饰 Perforate	G3 T3a	7: d-f
蛛网萼 <i>Platycrater arguta</i> Sieb. et Zucc.	裘佩熹 1502(PE) P. X. Qiu 1502(PE)	福建 Fujian	三孔沟 Tricolporate	(15.05~15.48) 15.27 \times 14.28 (14.03~14.53)	1.06	近球体 Subspheroida	孔穴状纹饰 Perforate	G3 T3a	7: g-i
微绒绣球 <i>H. heteromalla</i> D. Don	中国科学院自然资源综合 考察组 76-443(PE) Natural resources comprehensive Exped.(CAS)76-443(PE)	西藏 Xizang	三孔沟 Tricolporate	(13.75~13.98) 13.87 \times 10.88 (10.73~11.03)	1.28	近球体 Subspheroida	网状纹饰 Reticulate	G4 T4a	7: j-l
松潘绣球 <i>H. sungpanensis</i> Hand. -Mazz.	毕节队 143(PE) Bijie Exped. 143(PE)	贵州 Guizhou	三孔沟 Tricolporate	(14.12~14.38) 14.25 \times 11.65 (11.53~11.76)	1.23	近球体 Subspheroida	网状纹饰 Reticulate	G4 T4b	7: m-o
蕤兰绣球 <i>H. longipes</i> Franch.	巴山采集队 5115(PE) Bashan Exped. 5115(PE)	四川 Sichuan	三孔沟 Tricolporate	(13.02~13.38) 13.20 \times 14.40 (14.23~14.56)	0.92	近球体 Subspheroida	网状纹饰 Reticulate	G4 T4b	8: a-c
蜡莲绣球 <i>H. strigosa</i> Rehd.	三峡考察队 1577(PE) Sanxia Exped. 1577(PE)	重庆 Chongqing	三孔沟 Tricolporate	(12.45~12.78) 12.62 \times 11.65 (11.53~11.76)	1.09	近球体 Subspheroida	网状纹饰 Reticulate	G4 T4b	8: d-f
钻地风 <i>Schizophragma integrifolium</i> Oliv.	采集人不详 1869(PE) Anonymous 1869(PE)	四川 Sichuan	三孔沟 Tricolporate	(15.25~15.68) 15.47 \times 11.61 (11.43~11.78)	1.32	近球体 Subspheroida	网状纹饰 Reticulate	G4 T4a	8: g-i
中国绣球 <i>H. chinensis</i> Maxim.	谭策铭 97724(PE) C. M. Tan 97724(PE)	江西 Jiangxi	三孔沟 Tricolporate	(15.35~15.58) 15.47 \times 15.45 (15.34~15.56)	1.00	近球体 Subspheroida	网状纹饰 Reticulate	G4 T4a	8: j-l

类群 Taxa	凭证标本 Voucher	采集地 Locality	萌发孔 Aperture	大小/ (μ m×μ m) Size / (μ m×μ m)	长轴/短轴 Length / Width	形状 Shape	外壁纹饰 Ornamentatio n of exine	分组 Group and Type	图版 Plate
藤绣球 <i>H. petiolaris</i> Sieb. & Zucc.	F. Konta et al 1326(PE)	日本 Japan	三孔沟 Tricolporate	(10.62~10.78) 10.70 × 10.45 (10.33~10.56)	1.03	近球体 Subspheroida	网状纹饰 Reticulate	G4 T4a	8: m-o

注：长轴 / 短轴 > 1.5 为长圆体或长轴 / 短轴 = < 1.5 为近球体。

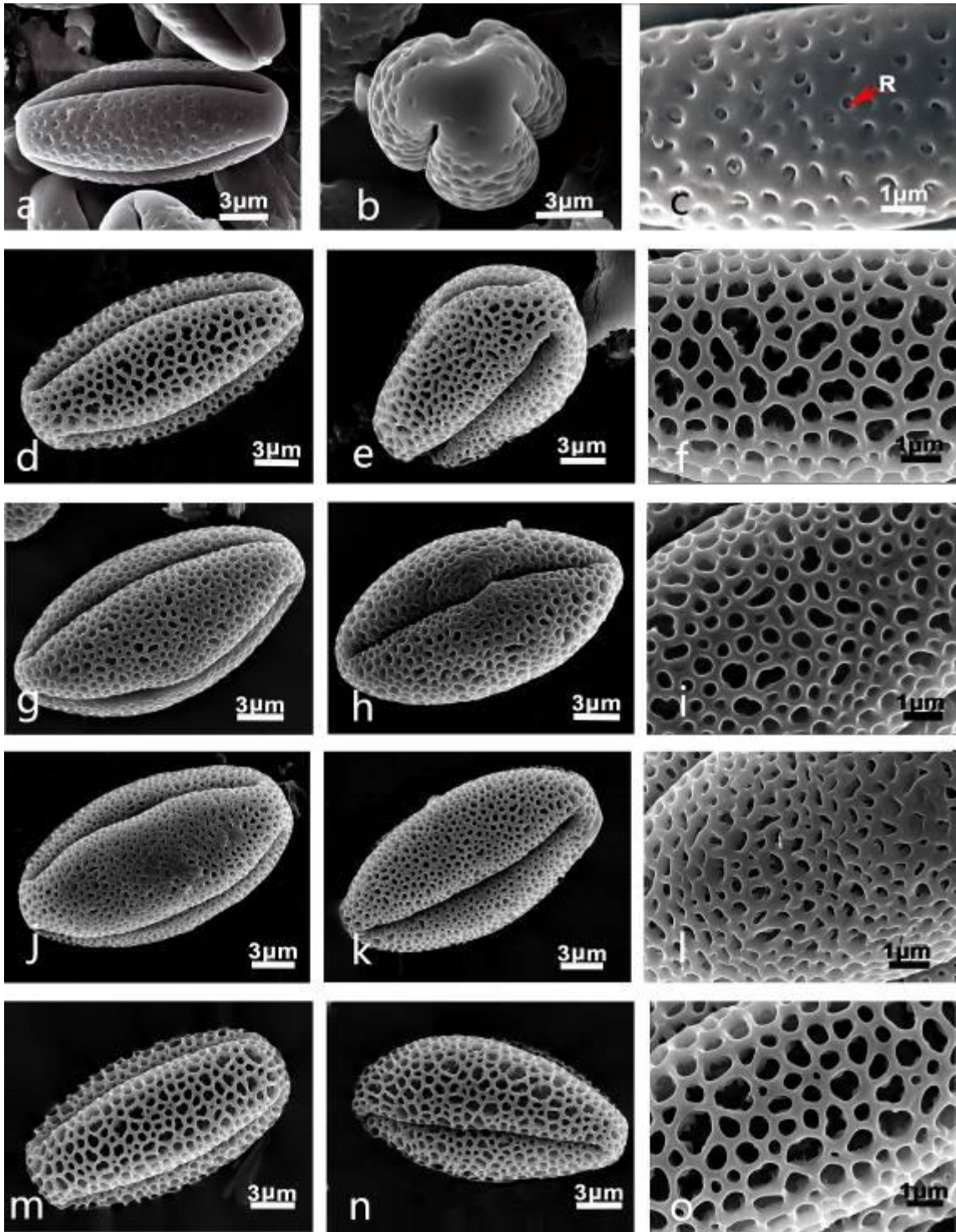
Note: The Length / Width > 1.5 is subprolate or the Length / Width = < 1.5 is subspheroida.



注：a-c. 长叶绣球；d-f. 泽绣球；g-i. 福建绣球；j-l. 粤西绣球；m-o. 圆锥绣球；a、d、e、g、j、m. 花粉赤道面观；b、h、k、n. 花粉极面观；c、f、i、l、o. 花粉外壁纹饰；P. 疣状突起；R. 孔穴。

Note: a-c. *Hydrangea involucrata*; d-f. *H. serrata*; g-i. *H. chungii*; j-l. *H. kwangsiensis*; m-o. *H. paniculata*; a, d, e, g, j, m. Pollen polar view; b, h, k, n. Pollen equatorial view; c, f, i, l, o. Partial view; P. Verrucose tubercle; R. Foveate.

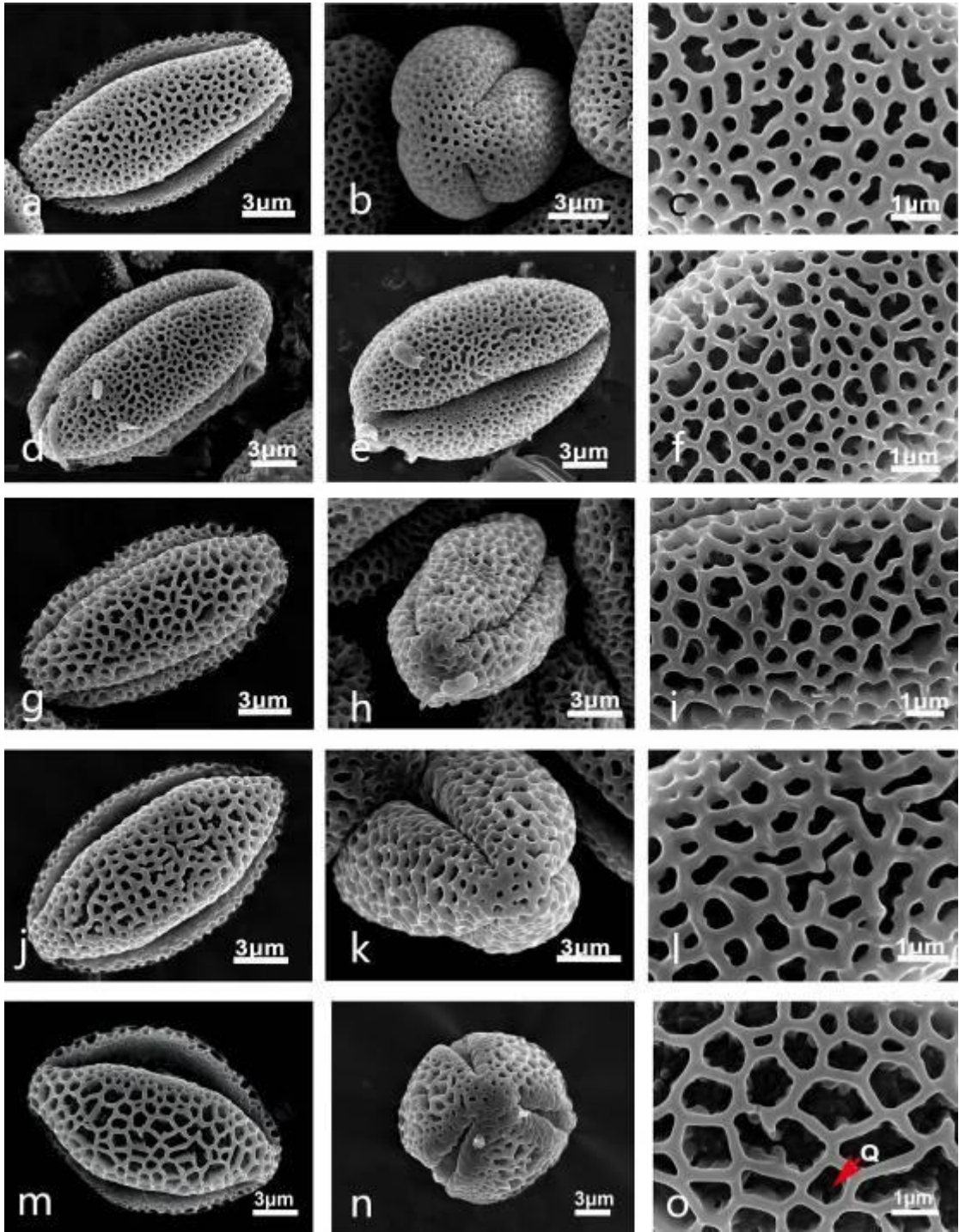
图版 1 扫描电镜下的花粉形态
Plate 1 SEM micrographs of pollen grains



注：a-c. 赤壁木；d-f. 窄瓣绣球；g-i. 西南绣球；j-l. 细枝绣球；m-o. 白皮粤西绣球；a、d、g、h、j、k、m、n. 花粉赤道面观；b、e. 花粉极面观；c、f、i、l、o. 花粉外壁纹饰；R. 孔穴。

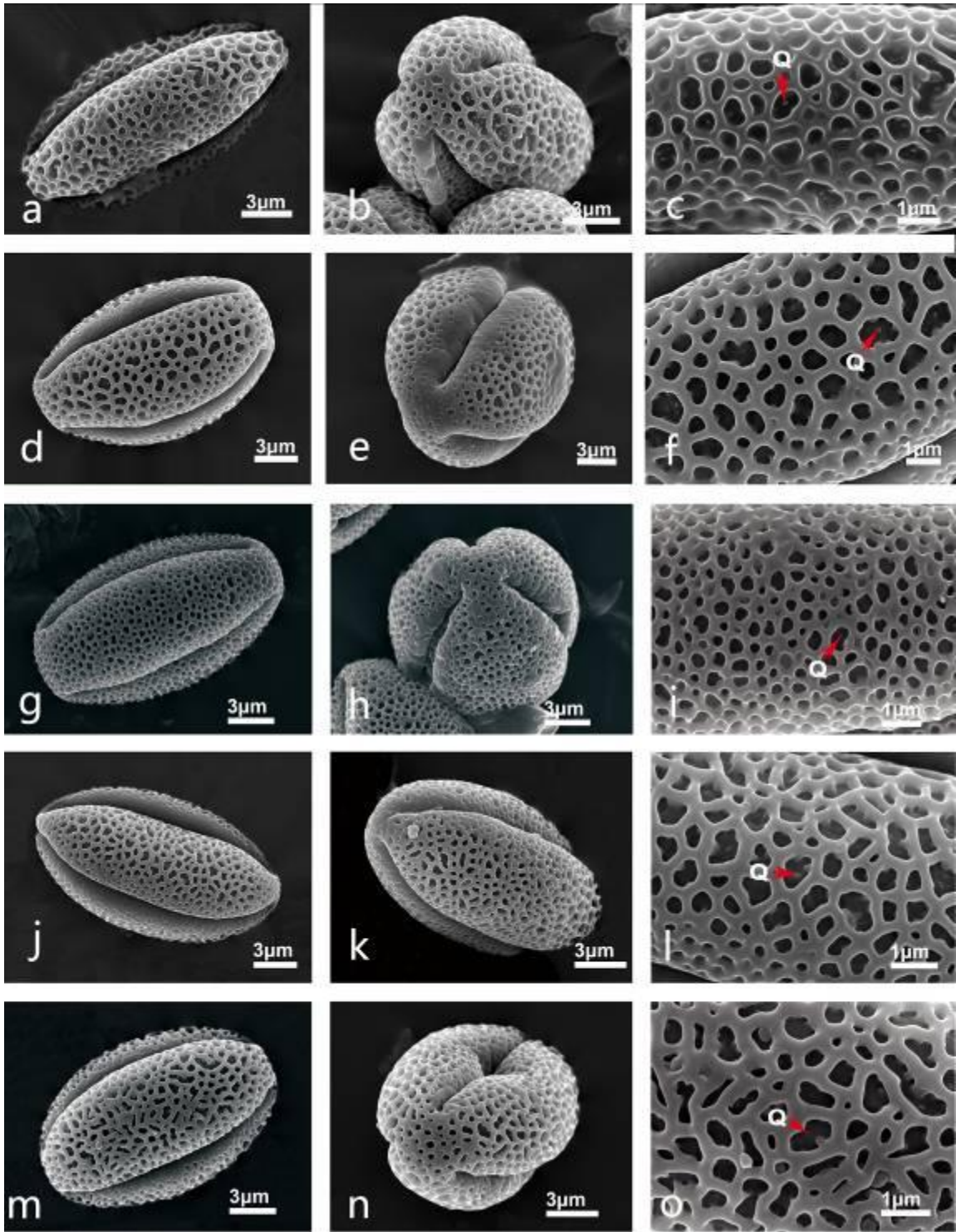
Note: a-c. *Decumaria sinensis*; d-f. *H. angustisepala*; g-i. *H. davidii*; j-l. *H. gracilis*; m-o. *H. kwangsiensis* var. *hedyotidea*; a, d, g, h, j, k, m, n. Pollen polar view; b, e. Pollen equatorial view; c, f, i, l, o. Partial view; R. Foveate.

图版 2 扫描电镜下的花粉形态
Plate 2 SEM micrographs of pollen grains



注：a-c. 粗毛绣球；d-f. 狭叶绣球；g-i. 临桂绣球；j-l. 柔毛绣球；m-o. 冠盖绣球；a、d、e、g、j、m. 花粉赤道面观；b、h、k、n. 花粉极面观；c、f、i、l、o. 花粉外壁纹饰；Q. 颗粒物。
Note: a-c. *H. hirta* d-f. *H. lingii*; g-i. *H. linkweiensis*; j-l. *H. villosa*; m-o. *H. anomala*; a, d, e, g, j, m. Pollen polar view; b, h, k, n. Pollen equatorial view; c, f, i, l, o. Partial view; Q. Granular tubercle.

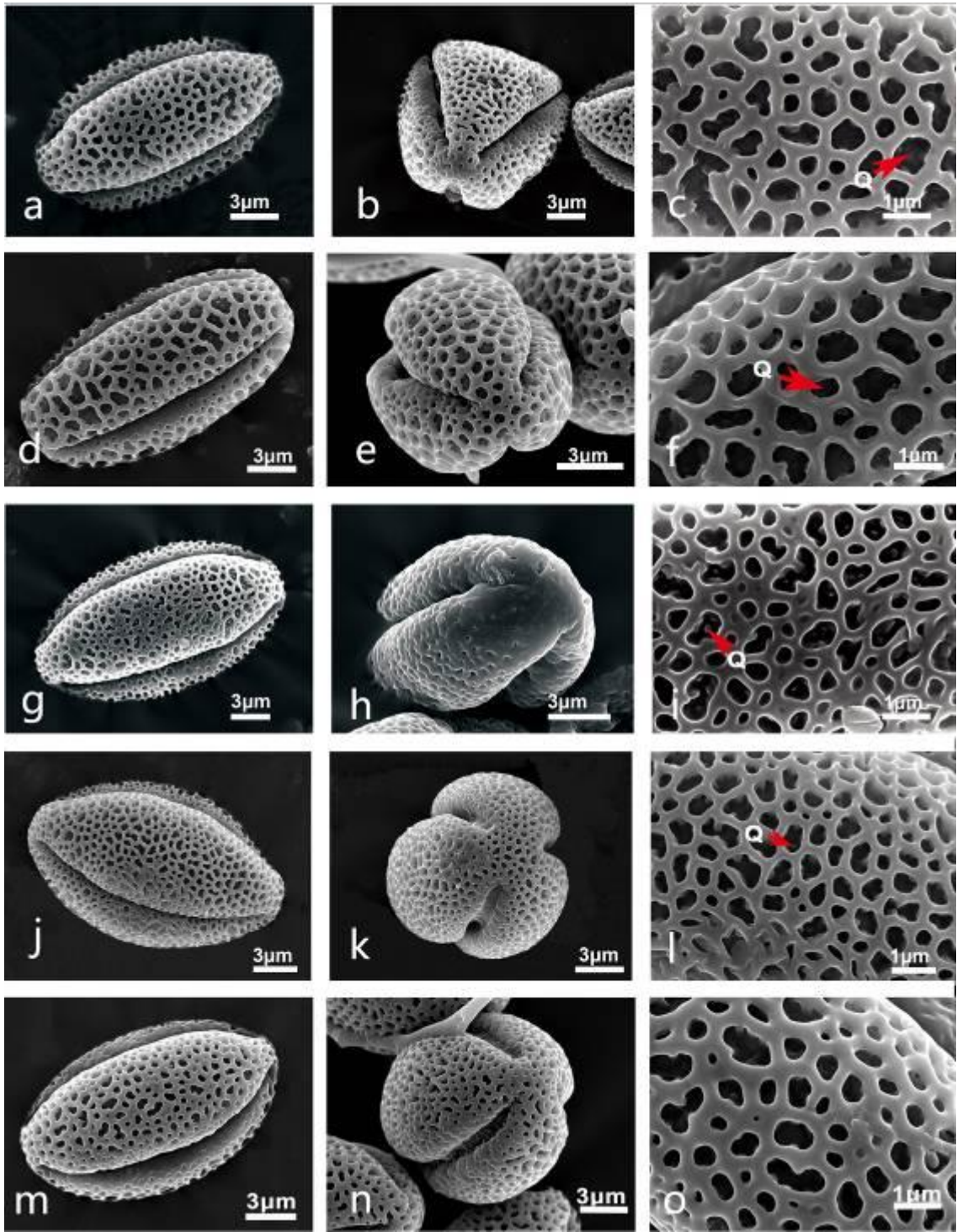
图版 3 扫描电镜下的花粉形态
Plate 3 SEM micrographs of pollen grains



注：a-c. 马桑绣球；d-f. 东陵绣球；g-i. 酴醾绣球；j-l. 白背绣球；m-o. 粗枝绣球；a、d、g、j、m. 花粉赤道面观；b、e、h、k、n. 花粉极面观；c、f、i、l、o. 花粉外壁纹饰；Q. 颗粒物。

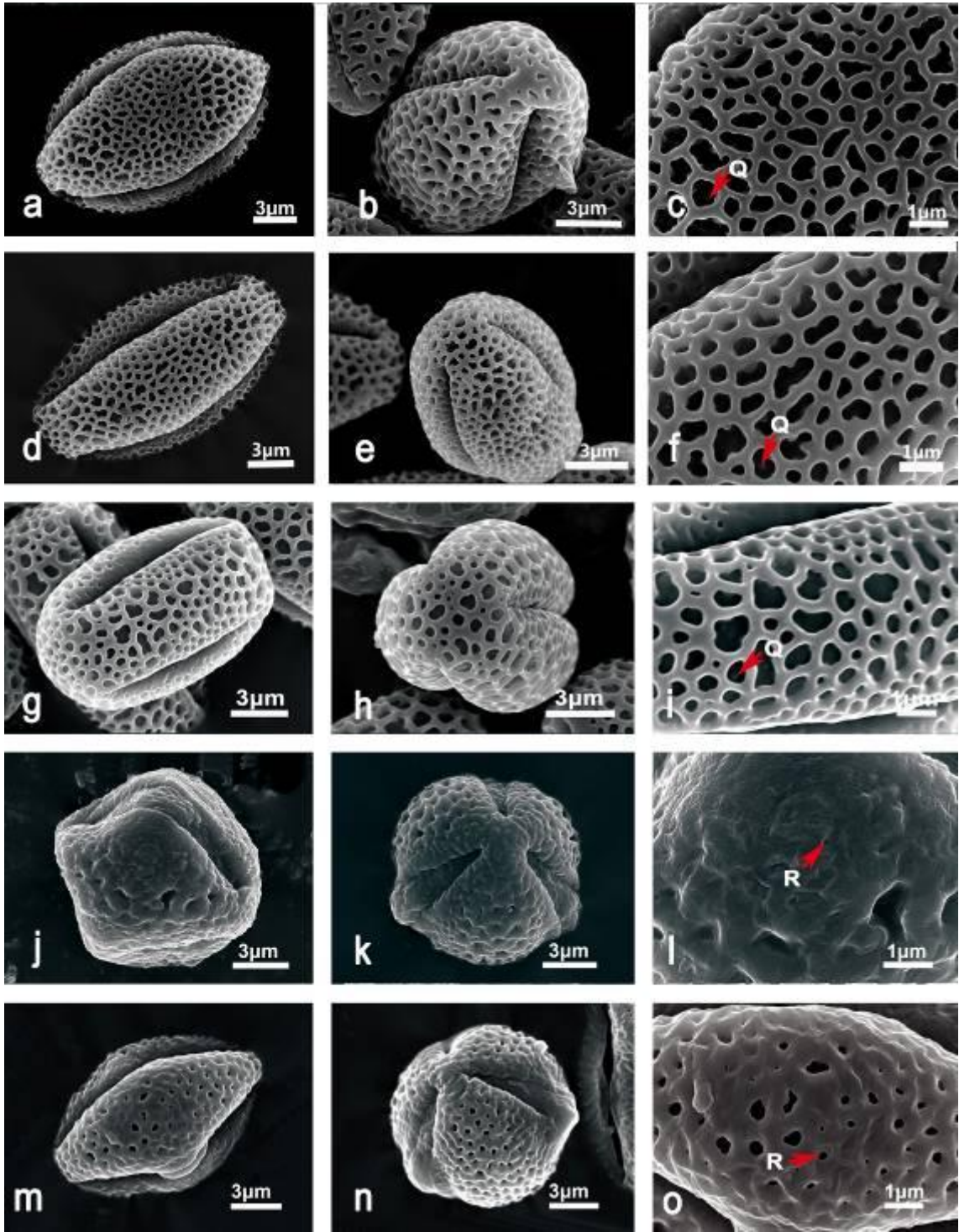
Note: a-c. *H. aspera*; d-f. *H. bretschneideri*; g-i. *H. coenobialis*; j-l. *H. hypoglaucua*; m-o. *H. robusta*; a, d, g, j, m. Pollen polar view; b, e, h, k, n. Pollen equatorial view; c, f, i, l, o. Partial view; Q. Granular tubercle.

图版 4 扫描电镜下的花粉形态
Plate 4 SEM micrographs of pollen grains



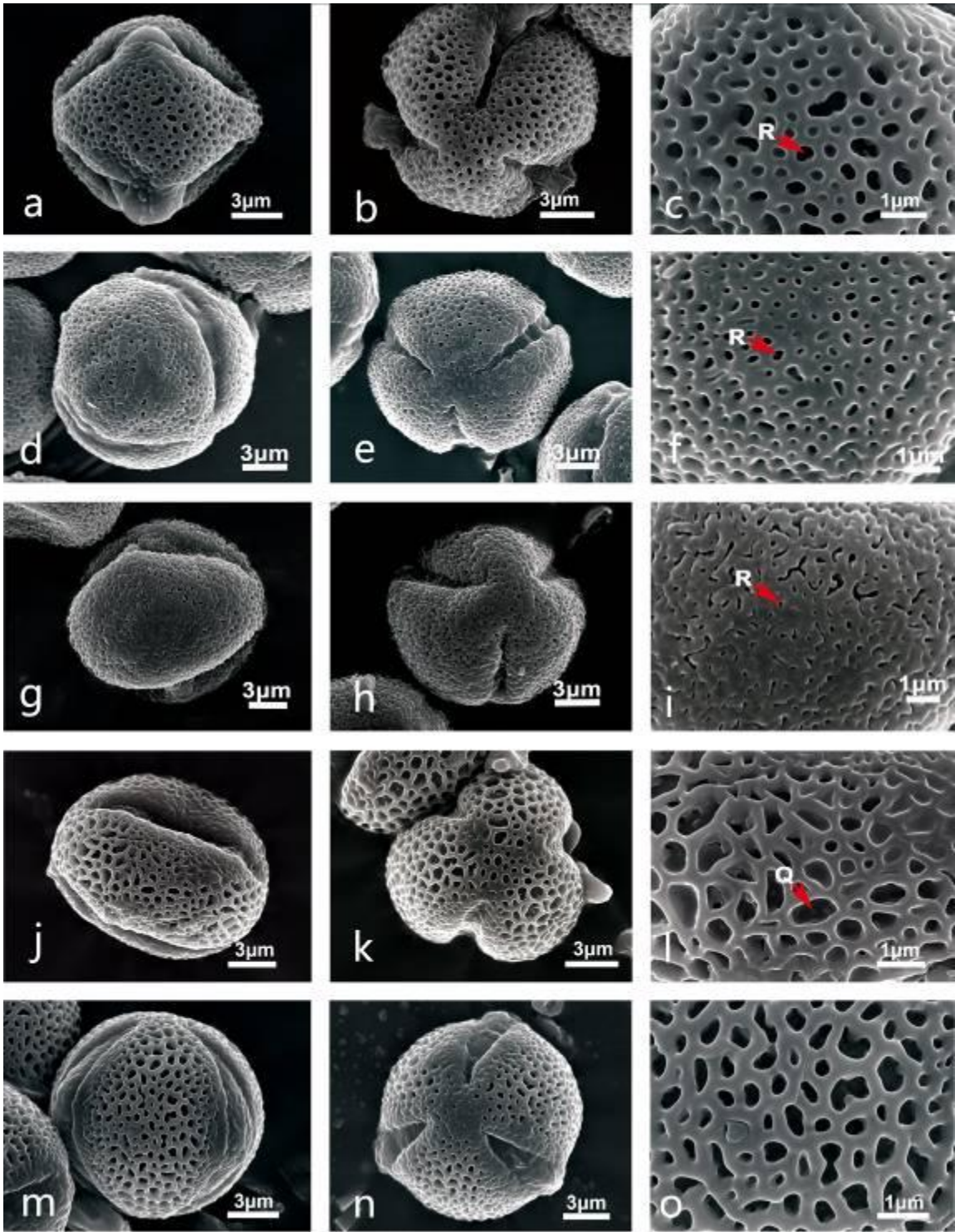
注：a-c. 圆叶绣球；d-f. 攀缘绣球；g-i. 独龙绣球；j-l. 伞绣球；m-o. 紫叶绣球；a、d、g、j、m. 花粉赤道面观；b、e、h、k、n. 花粉极面观；c、f、i、l、o. 花粉外壁纹饰；Q. 颗粒物。
Note: a-c. *H. rotundifolia*; d-f. *H. scandens*; g-i. *H. taronensis*; j-l. *H. umbellata*; m-o. *H. vinicolor*; a, d, g, j, m. Pollen polar view; b, e, h, k, n. Pollen equatorial view; c, f, i, l, o. Partial view; Q. Granular tubercle.

图版 5 扫描电镜下的花粉形态
Plate 5 SEM micrographs of pollen grains



注: a-c. 挂苦绣球; d-f. 滇绣球; g-i. 星毛冠盖藤; j-l. 紫彩绣球; m-o. 圆乔木绣球; a、d、g、j、m. 花粉赤道面观; b、e、h、k、n. 花粉极面观; c、f、i、l、o. 花粉外壁纹饰; Q. 颗粒物; R. 孔穴。
Note: a-c. *H. xanthoneura*; d-f. *H. yunnanensis*; g-i. *Pileostegia tomentella*; j-l. *H. sargentiana*; m-o. *H. arborescens*; a, d, g, j, m. Pollen polar view; b, e, h, k, n. Pollen equatorial view; c, f, i, l, o. Partial view; Q. Granular tubercle; R. Foveate.

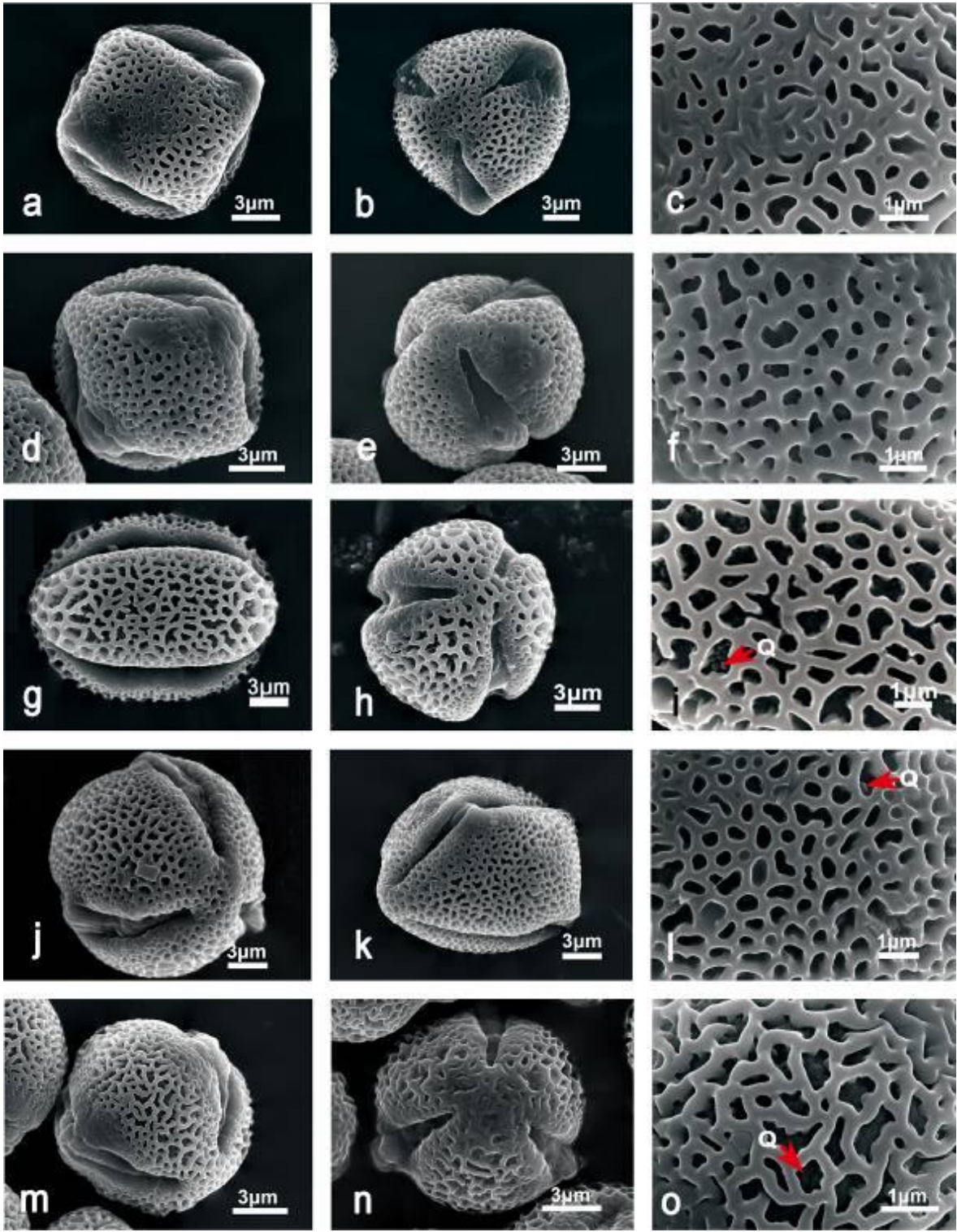
图版 6 扫描电镜下的花粉形态
Plate 6 SEM micrographs of pollen grains



注：a-c. 黄脉绣球；d-f. 常山；g-i. 蛛网萼；j-l. 微绒绣球；m-o. 松潘绣球；a、d、g、j、m. 花粉赤道面观；b、e、h、k、n. 花粉极面观；c、f、i、l、o. 花粉外壁纹饰；Q. 颗粒物；R. 孔穴。

Note: a-c. *H. luteovenosa*; d-f. *Dichroa febrifuga*; g-i. *Platycrater arguta*; j-l. *H. heteromalla*; m-o. *H. sungpanensis*; a, d, g, j, m. Pollen polar view; b, e, h, k, n. Pollen equatorial view; c, f, i, l, o. Partial view; Q. Granular tubercle; R. Foveate.

图版 7 扫描电镜下的花粉形态
Plate 7 SEM micrographs of pollen grains



注：a-c. 蕤兰绣球；d-f. 蜡莲绣球；g-i. 钻地风；j-l. 中国绣球；m-o. 藤绣球；a、d、g、j、k、m. 花粉赤道面观；b、e、h、n. 花粉极面观；c、f、i、l、o. 花粉外壁纹饰；Q. 颗粒物。
Note: a-c. *H. longipes*; d-f. *H. strigosa*; g-i. *Schizophragma integrifolium*; j-l. *H. chinensis*; m-o. *H. perfolari*; a, d, g, j, k, m. Pollen polar view; b, e, h, n. Pollen equatorial view; c, f, i, l, o. Partial view; Q. Granular tubercle.

图版 8 扫描电镜下的花粉形态
Plate 8 SEM micrographs of pollen grains